Brand T., Alling D. W. Relations between size and metabolism in larval and adult Taenia taeniaeformis.— Comp. Biochem. Physiol., 1962, **5**, p. 141—148.
Davies P. S., Walkey M. The effect of body size and temperature upon oxygen consumption of the cestode Schistocephalus solidus (Müller).— Comp. Biochem. Physiol., 1966, **18**, p. 141—148.
Klekowski R. Z., Wasilewska L., Paplinska E. Oxygen consumption by soil-inhabiting nematodes.— Nematologia, 1972, **18**, p. 391—403.
Meakins R. H. The bioenergetics of the Gasterosteus (Schistocephalus host-parazite system.— Pol. arch. hydrobiol., 1974, 21, N 3/4, p. 455—486.
Schiemer F., Duncan A. The oxygen consumption of a freshwater benthic nematode, Tobrilus gracilis (Bastian).— Oecologia, 1974, 15, N 2, p. 121—126.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 09.06.83

УДК 595.422:591.5

Л. А. Колодочка

АНАЛИЗ НЕКОТОРЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ И БИСЕКСУАЛЬНЫХ ВИДОВ КЛЕЩЕЙ-ФИТОСЕЙИД

Клещи-фитосейиды (Parasitiformes, Phytoseiidae), многие из которых являются активными хищниками растительноядных клещей и насекомых, как правило, обеополы. Однако среди них известно шесть видов, размножающихся путем партеногенеза, протекающего по типу телитокии, когда потомство неоплодотворенных самок состоит только из самок (Ноу, 1982). Два таких вида — *Amblyseius agrestis* и *A. herbarius* — обитают на территории СССР, и о выявлении у них столь интересного и довольно редко встречающегося в данном семействе клещей явления сообщалось ранее (Колодочка, 1974а, 1975). Следует напомнить, что телитокия у последнего вида носит факультативный характер, так как для него известны самцы, изредка встречающиеся на растениях в природных условиях. Однако при содержании клещей в лабораторных условиях телиотокия проявляется в полной мере, и самцов *A. herbarius* в нашей лабораторной культуре мы не обнаруживали на протяжении многих поколений.

Телитокия у акарифагов интересна не только с теоретической, но и с практической точки зрения. Например, использование таких видов в биологической защите растений от вредителей привлекательно по следующим соображениям. Наличие у хищных клещей партеногенеза типа телитокии упрощает возникновение дочерних популяций акарифагов при расселении хищников в новые места обитания, так как любая особь может быть родоначальницей новой колонии. Кроме того, пищевые ресурсы на заселенных участках используются более экономно, поскольку в популяции телитокного вида отсутствуют самцы. Вместе с тем экология указанных видов до настоящего времени изучена недостаточно (Колодочка, 1974а, 1975; Малов, Бегляров, 1976; Бегляров и др., 1980). Поэтому были проведены лабораторные эксперименты для дальнейшего изучения их экологии.

Клещей *A. agrestis* и *A. herbarius* разводили на пластиковых садках по методике, изложенной ранее (Колодочка, 1973). Хищников кормили паутинными клещами *Tetranychus urticae.* Методики изучения активности питания и плодовитости клещей, а также определения их популяционных показателей аналогичны использованным прежде (Колодочка, 1977, 1978, 1983). Эксперименты проводили в освещенных (18 ч в сутки) термостатах с относительной влажностью воздуха 90—95 % и постоянной температурой 26,0±0,5 °С. В каждом варианте опытов использовали 10—20 самок обоих видов, стандартизированных по возрасту.

Клещи *A. herbarius* в эксперименте питались взрослыми самками *T. urticae,* клещи *A. agrestis* — дейтонимфами-хризалидами того же вида, так как эти хищники неохотно нападали на относительно более крупных взрослых самок жертвы. Количество пищи, предоставляемой хищникам, превышало суточную норму потребления: ежедневно каждая самка *A. agrestis* получала 10 дейтонимф, а каждая самка *A. herbarius* — 10 взрослых самок жертвы. Хищников раз в сутки переносили на новую пластинку с исходным количеством жертв, где они содержались индивидуально. При этом подсчитывали количество съеденных за сутки паутинных клещей и количество отложенных хищниками яиц. Полученные в опытах результаты обработаны статистически. Кривые на графиках выровнены методом взвешенной скользящей средней (Урбах, 1963). Оси координат на рисунках выдержаны в линейном масштабе. Сравнение экологических характеристик проводили при помощи коэффициента Стьюдента. Популяционные показатели рассчитывали по методу Бёрча (Birch, 1948), изложенному в наших прежних работах (Колодочка, 1978, 1983). Следует особо отметить, что эксперименты со всеми видами клещей, обсуждаемыми в данной статье, проводились при стандартных абиотических условиях, параметры которых указаны выше.

Эксперименты показали, что плодовитость и активность питания изученных телитокных видов тесно зависят друг от друга и от возраста самки (рис. 1, *2*), что характерно и для обоеполых видов фитосейид (Колодочка, 1974б, 1977, 1983). После непродолжительного преовипозиционного периода, во время которого формируется и откладывается первое яйцо, самки переходят в длительный овипозиционный период.

Анализ данных по длительности периода преовипозиции (табл. 1) показывает, что телитокным видам фитосейид необходимо достоверно больше времени для формирования первого яйца, чем видам обоеполым (различие достоверно при р=0,01—0,001). При этом различий по данному параметру между *A. agrestis* и *A. herbarius* нет (нуль — гипотеза принимается при существенно более низком уровне, чем р=0,05). Интересно отметить, что факультативность партеногенеза у *A. herbarius* не оказывает никакого влияния на длительность формирования первого яйца.

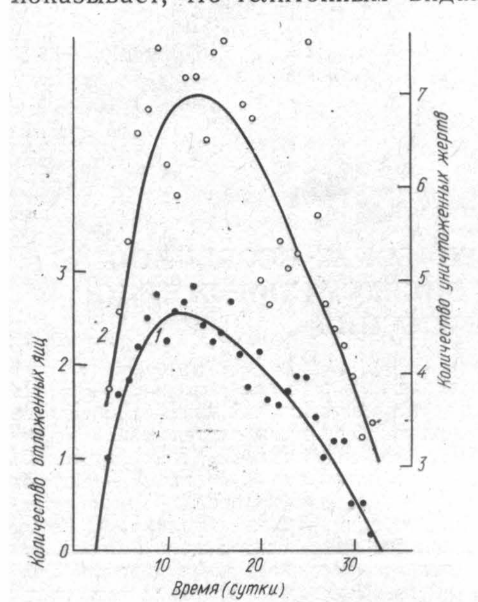


Рис. 1. Влияние возраста на плодовитость (*1*) и активность питания (*2*) самок клещей *Amblyseius agrestis*.

Начальный этап периода яйцекладки (овипозиции) характеризуется, как и у бисексуальных видов фитосейид, ростом продуктивности и активности питания хищников. При этом максимум суточной яйцепродукции достигается на 9-й день у *A. herbarius* и на 12-й день у *A. agrestis,* составляя в среднем 2 яйца на самку у первого вида и 2,5 яйца — у второго. После достижения максимума наступает медленный спад, завершающийся переходом самок в постовипозиционный период, когда хищники еще питаются, но уже не размножаются. Средняя длительность овипозиции у *A. agrestis* больше, чем у *A. herbarius* (при р=0,05).

Сравнение средней продолжительности периода яйцекладки телитокных и обоеполых видов не дает оснований для разделения их на группы по признаку определенного типа размножения. Этот показатель скорее обусловлен видовыми особенностями, нежели типом размножения. Так, *A. herbarius* не отличается достоверно по продолжительности репродуктивного периода от *A. andersoni, A. reductus, A. longispinosus.* В то же время *A. agrestis* не имеет различий в длительности овипозиции только с *A. andersoni,* тогда как по сравнению с другими видами он обладает более продолжительной средней длительностью яйцекладки (табл. 1). Тем не менее, максимальная длительность этого периода у обоих партеногенетических видов в общих чертах сходна и отдельные самки продуктивны примерно до 30-дневного возраста (рис. 3). Однако вследствие более высокой плодовитости и замедленного спада продуктивности самки *A. agrestis* за весь период овипозиции откладывают больше яиц, чем самки *A. herbarius* (достоверность различия подтверждается при р=0,001).

По сравнению с обоеполыми видами клещи *A. agrestis* в целом более плодовиты (табл. 1). Лишь *A. longispinosus* при питании яйцами паутинных клещей имеет сходную с этим видом суммарную продуктивность. По уровню плодовитости клещи *A. herbarius* равны *A. andersoni*

Таблица 1. Плодовитость и прожорливость некоторых видов хищных клещей-фитосейид при 26 °С

Вид	Продолжительность периода, сутки		Плодовитость самки, яиц		Жертва	Съедено самкой жертв		
	преовипозиции	овипозиции	среднесуточная	за овипозицию		за преовипозицию	за овипозицию	
							в среднем	всего
Amblyseius agrestis	2,4±0,15	24,1±2,51	2,13	52,5±1,26	Дейтонимфы *T. urticae*	10,5±0,95	6,9	166,2±3,63
A. herbarius	2,7±0,17	17,3±1,73	2,32	40,2±1,56	Самки *T. urticae*	7,5±0,51	3,4	59,4±1,75
A. andersoni *	1,2±0,07	21,7±1,68	1,84	39,9±0,93	Самки *T. cinnabarinus*	8,2±0,66	4,2	90,0±1,49
A. reductus *	1,8±0,12	18,6±0,83	1,67	31,0±0,56	Самки *T. cinnabarinus*	7,5±0,56	2,5	46,6±0,60
A. longispinosus	0,9±0,02	8,9±0,86	2,00	17,8±1,16	Дейтонимфы *T. urticae*	2,9±0,31	10,1	90,0±10,35
A. longispinosus	0,9±0,02	14,3±1,76	3,80	54,6±1,83	Яйца *T. urticae*	16,6±0,70	45,9	655,8±38,20

* Результаты получены при однократном оплодотворении самок.

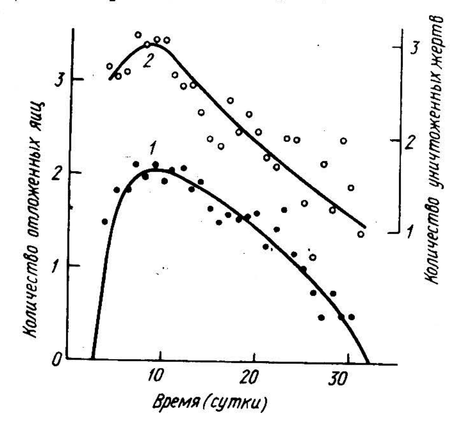
Таблица 2. Показатели популяционного роста некоторых видов фитосейид при 26 °С

Вид	r_m	λ	T	R_0	$M_{pr♀}$ *	Жертва
Amblyseius andersoni	0,241	1,27	13,23	24,21	8,9	Самки *T. cinnabarinus*
A. reductus	0,192	1,21	14,98	17,72	6,8	Самки *T. cinnabarinus*
A. agrestis	0,163	1,18	16,89	15,68	63,3	Дейтонимфы *T. urticae*
A. herbarius	0,204	1,23	15,60	24,08	16,6	Самки *T. urticae*
A. longispinosus	0,345	1,41	9,80	29,41	7,3	Яйца *T. urticae*
A. longispinosus	0,273	1,31	8,52	10,25	3,9	Дейтонимфы *T. urticae*

* Смертность самок в потомстве на пермагинальных фазах ризвития

и превышают по этому показателю клещей *A. reductus* и *A. longispinosus* при питании последних дейтонимфами жертвы (в обоих случаях при р=0,001).

Вследствие сопряженности процессов питания и яйцекладки прожорливость самок обоих партеногенетических видов также возрастает от начала овипозиционного периода и достигает максимума примерно в те же сроки, что и продуктивность. При этом самка *A. herbarius* в сред-



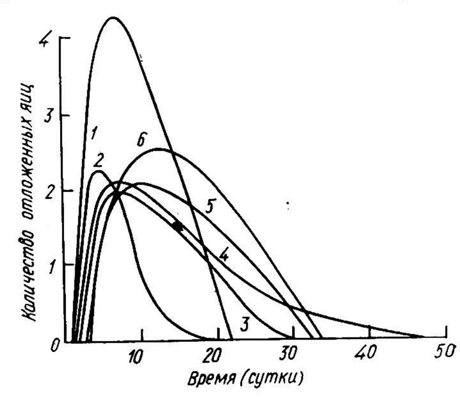


Рис. 2. Зависимость плодовитости (*1*) и активности питания (*2*) самок клещей *Amblyseius herbarius* от их возраста.

Рис. 3. Влияние возраста на плодовитость некоторых видов клещей-фитосейид рода *Amblyseius*:

1 — *A. longispinosus*, жертва — яйца *Tetranychus urticae*; *2* — *A. longispinosus*, жертва — дейтонимфы *T. urticae*; *3* — *A. reductus*, жертва — самки *T. cinnabarinus*; *4* — *A. andersoni*, жертва — самки *T. cinnabarinus*; *5* — *A. herbarius*, жертва — самки *T. urticae*; *6* — *A. agrestis*, жертва — дейтонимфы *T. urticae*.

нем уничтожает 3 взрослых самок паутинного клеща в сутки, а самка *A. agrestis* — около 10 дейтонимф жертвы. В дальнейшем ход активности питания в общих чертах повторяет ход спада яйцекладки (рис. 1, 2), более или менее монотонно снижаясь до уровня потребления 1—1,5 жертвы в сутки на самку *A. herbarius* и 3—3,5 жертвы — на самку *A. agrestis*. и 3—3,5 жертвы — на самку *A. agrestis*. Указанный уровень прожорливости наблюдается у хищников на 32-й день. В дальнейшем клещи начинают питаться нерегулярно, прекращают откладывать яйца и их двигательная активность резко падает — клещи переходят в постовипозиционный период, завершающий их жизненный цикл.

Достоверное сравнение показателей прожорливости клещей различных видов провести трудно (табл. 1), поскольку для питания хищников использовали не только неодинаковые фазы развития жертвы одного и того же вида, но и жертв различных видов. Кроме того, суммарное количество уничтоженных за период яйцекладки жертв зависит от длительности этого периода, а он у разных видов хищников, как было показано выше, различен. Однако ориентировочно можно сказать, что оба исследованных телитокных вида в целом не только существенно не уступают по этому показателю обоеполым видам, но иногда превышают показатели последних.

Популяционные параметры для клещей изученных нами видов фитосейид представлены в табл. 2. Клещи *A. agrestis* при указанных выше условиях содержания имеют среднюю длительность генерации 16,89 суток (T). За это время популяция хищника увеличивается в 15,68 раза (R_o). Специфическая скорость увеличения составляет при этом 0,163 (r_m), а предельная скорость увеличения популяции равна 1,18 (λ).

Клещи *A. herbarius* при сходной длительности генерации (15,60 суток) способны увеличить свою численность заметно больше (в 24,08

раза). При этом специфическая и предельная скорости увеличения популяции также выше (0,204 и 1,23 соответственно), чем у предыдущего вида.

В целом партеногенетические виды обладают популяционными показателями, довольно близкими к таковым у обоеполых видов. Однако клещи *A. agrestis* имеют наиболее низкую из обсуждаемых видов специфическую скорость увеличения популяции в условиях наших опытов (табл. 2).

Этот факт, на первый взгляд, парадоксален, так как прежде было отмечено, что *A. agrestis,* имея сравнительно длительный период яйцекладки и достаточно высокую суточную продуктивность, откладывает в целом больше яиц, чем клещи *A. herbarius.* То же можно сказать, сравнивая его с бисексуальными видами (за исключением *A. longispinosus,* питающегося яйцами жертвы). Однако данные из графы $M_{pr♀}$ устраняют это противоречие. Действительно, обращает на себя внимание высокий процент смертности среди молодых особей партеногенетических видов, особенно *A. agrestis* (63,3 %). О причинах столь значительной гибели клещей можно говорить лишь предположительно.

В отличие от других рассматриваемых видов клещи *A. agrestis* не относятся к облигатно растениеобитающим клещам-фитосейидам. В условиях Лесостепи Украины, откуда клещи этого вида были взяты для лабораторных исследований, они живут в почве и подстилке (Колодочка, Скляр, 1981) и лишь изредка могут быть обнаружены на стелющихся или низкорослых растениях травянистого покрова. В силу этого клещи данного вида, по всей вероятности, не приспособлены к обитанию на субстратах, передвижение по которым сопряжено с преодолением препятствий в виде выростов (волосков, шипиков, крючков), характерных для листьев многих растений. Принимая во внимание это обстоятельство, можно предположить, что высокий процент гибели молоди *A. agrestis* связан в какой-то степени с отсутствием у этого вида поведенческих рефлексов, обеспечивающих беспрепятственное передвижение по покрытым крючковидными волосками листьям фасоли, использованными в наших экспериментах в качестве субстрата для хищников. Известно, что даже растениеобитающим клещам-фитосейидам не всегда удается освободиться от случайного захвата этими крючковидными волосками, в результате чего часть (хотя и значительно более малая) особей может погибать (Акимов, Колодочка, Дей, 1976). Некоторым подтверждением данному предположению может служить значительно более низкий процент смертности молоди у клещей *A. herbarius,* которые обитают в природе исключительно на зеленых растениях. У них гибель преимагинальных фаз вчетверо меньше,чем у *A. agrestis,* хотя и выше, чем у обоеполых видов.

В случае с *A. herbarius* ситуация также достаточно неясна, так как у этого вида при полном отсутствии внешних причин значительное количество молодых особей гибнет на фазе личинки, хотя на остальных фазах гибель незначительна (Акимов, Колодочка, Дей, 1976; устное сообщение Н. А. Малова). На наш взгляд, уместно связать это с отклонениями от нормы на генетическом уровне, проявляющимися в процессе реализации партеногенетического типа размножения, поскольку у обоеполых видов в аналогичных условиях гибель самок-потомков на преимагинальных фазах развития не превышает 10 % (вычислено по соотношению полов в потомстве от общего числа погибших при развитии особей). Не исключено также, что у *A. herbarius* основную часть погибающих особей-потомков составляют самцы.

По данным тех же опытов, мы рассчитали теоретические популяционные параметры обоих телитокных видов фитосейид. В этом случае смертность потомства не принималась во внимание. При допущении, что все потомство клещей состояло из самок, полученные параметры приобрели теоретически предельно возможные для данных условий ве-

личины, приведенные в табл. 3. Сравнивая их значения с аналогичными реальными параметрами, легко заметить, что условное отсутствие смертности в первую очередь резко сказывается на чистой скорости увеличения популяции (R_o) клещей *A. agrestis*. Она возрастает почти втрое по сравнению с реальной. Параметры r_m и λ, менее зависящие от длительности генерации, при этом также закономерно увеличиваются и заметно приближаются к аналогичным реальным параметрам других видов (табл. 2, 3). Это дает основание предполагать, что в максимально оптимальных условиях, когда смертность клещей на преимагинальных фазах развития может быть сведена к предельно достижимому низкому уровню, изученные нами партеногенетические виды клещей-фитосейид способны достигать темпов увеличения популяции, сравнимых с таковыми бисексуальных видов. Лишь клещи *A. longispinosus* выделяются на фоне всех видов значительной величиной этих параметров.

Таблица 3. Теоретические и реальные показатели роста популяции двух партеногенетических видов фитосейид при 26 °С

Параметр	*A. agrestis*		*A. herbarius*	
	теор.	реал.	теор.	реал.
T	17,91	16,89	15,46	15,60
R_o	42,19	15,68	29,52	24,08
λ	1,23	1,18	1,24	1,23
r_m	0,209	0,163	0,219	0,204

Резюмируя сказанное, следует отметить, что партеногенетически размножающиеся виды клещей-фитосейид рода *Amblyseius* по основным экологическим показателям ненамного отличаются от обоеполых видов этого рода, часто имея сходные параметры активности питания, плодовитости, скорости роста популяции. Несмотря на то, что по ряду показателей (длительность преовипозиции, уровень смертности на преимагинальных фазах развития, реальные показатели роста популяции в одинаковых условиях) они уступают некоторым бисексуальным видам, целесообразно дальнейшее изучение их экологии для установления условий, при которых полезная деятельность этих акарифагов по уничтожению растительноядных клещей может проявиться наиболее полно.

An Analysis of Some Ecological Peculiarities of Parthenogenetic and Bisexual Species of Phytoseiid Mites. Kolodochka L. A.— Vestn. zool., 1984, No. 5. Some basic ecological characteristics of two thelytokous Phytoseiid mites, *Amblyseius agrestis* and *A. herbarius* were studied under laboratory conditions: fecundity, feeding activity, pre- and oviposition period duraton, and population growth indices. These species show some differences in studied indices from bisexual *A. andersoni, A. reductus* and *A. longispinosus*. The real parameters of population growth in *A. agrestis* are found to be lower than in other species under consideration.

Акимов И. А., Колодочка Л. А., Дей Е. А. Опыт лабораторного культивирования местных видов хищных клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Вестн. зоологии, 1976, № 1, с. 53.

Бегляров Г. А., Кондратов Е. С., Федотова Н. В. Влияние вида жертвы на развитие хищных клещей фитосейид.— В кн.: Энтомофаги вредителей растений. Кишинев, 1980, с. 37—39.

Колодочка Л. О. Лабораторне розведення деяких місцевих видів хижих кліщів-фітосеїд (Acarina, Phytoseiidae).— Зб. праць Зоологічного Музею АН УССР, 1973, № 35, с. 8—9.

Колодочка Л. А. Случай телитокии у хищного клеща Amblyseius herbarius (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Экология, 1974а, № 4, с. 95.

Колодочка Л. А. Фауна и экологические особенности растениеобитающих клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae) Лесостепи Украины.— Автореф. дис. ... канд. биол. наук, К., 1974б, 25 с.

Колодочка Л. А. Случай телитокии у хищного клеща Amblyseius agrestis (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Вестн. зоологии, 1975, № 2, с. 84—85.
Колодочка Л. А. Особенности питания и яйцекладки некоторых видов хищных клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Экология, 1977, № 2, с. 103—106.
Колодочка Л. А. Некоторые демографические показатели для двух видов хищных клещей-фитосейид (Parasitiformes, Phytoseiidae).— Там же, 1978, № 4, с. 62—65.
Колодочка Л. А. Экологические особенности хищного клеща Amblyseius longispinosus.— Вестн. зоологии, 1983, № 5, с. 36—42.
Колодочка Л. А., Скляр В. Е. Клещи-фитосейиды (Parasitiformes, Phytoseiidae) из почвы, подстилки и гнезд грызунов степной и лесостепной зон Украины.— В кн.: Проблемы почвенной зоологии. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. К., 1981, с. 102—103.
Малов Н. А., Бегляров Г. А. Биологические особенности хищного клеща Amblyseius agrestis (Parasitiformes, Phytoseiidae).— В кн.: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по теоретической и прикладной акарологии. Ташкент, 1976, с. 165—166.
Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков.— М. : Изд-во АН СССР, 1963.— 324 с.
Birch L. C. The intrinsic rate of natural increase of an insect population.— J. Animal Ecol. 1948, **17**, N 1, p. 15—26.
Hoy M. A. Genetics and Genetic Improvement of the Phytoseiidae.— In: Recent Advances in Knowledge of the Phytoseiidae. Proc. Formal Conference Acarol. Soc. America held at the Entomol. Soc. America Meeting, San Diego, 1981; Univ. California Publ., 1982, p. 72—89.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 27.10.83

УДК 597.585.1:591.5(282.243.7)

А. А. Петрусенко, А. И. Смирнов

ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ БЫЧКОВЫХ РЫБ НИЗОВЬЕВ ДУНАЯ

В исследуемых условиях бычковые рыбы не относятся к числу промысловых и изучены недостаточно. Однако изучение их трофических связей представляет определенный интерес, поскольку в устьевых участках реки они являются существенным компонентом ихтиокомплексов. С этой целью было определено содержимое желудочно-кишечного тракта 111 особей: 36 (из них 15 проб пустых) песочника — *Neogobius fluviatilis* (Pall.), 51 (6 пустых) рыжика — *N. cephalarges* (Pall.) и 24 (8 пустых) гонца — *N. gymnotrachellus* (Kessl.). Обработка материалов проведена в соответствии с Руководством по изучению питания рыб (1961), а анализ полученных данных — соотношением пищевых компонентов по морфоэкологическим признакам (Медведев, 1974). Качественно-количественные показатели объектов питания приведены в таблице. Длина тела рыб соответственно составляла (мм): 8,8 (4,7—12,8); 8,0 (4,9—8,6) и 6,8 (4,9—8,6); масса (г) — 23,1 (1,7—44,4); 19,9 (2,6—27,1) и 8,0 (2,8—13,1), а интенсивность питания, выраженная общим индексом наполнения (‱) — 74; 117 и 78.

В пище всех трех видов доминировали членистоногие (53,2 % у песочника, 73,3 у рыжика и 55,2 у гонца). На втором месте оказались моллюски (12,0; 7,4 и 19,1 % соответственно), а на третьем — низшие позвоночные (5,7; 8,9 и 9,0 %). В незначительном количестве обнаружены кольчатые черви (2,5 % у песочника и 0,3 у рыжика). Довольно значительный объем заняли сопутствующие компоненты (обрывки листьев валиснерии, комочки спирогиры, детрит, песок и пр.— 26,6; 10,0 и 16,8 %). У песочника и рыжика среди членистоногих преобладали насекомые (46,8 и 65,8 %), а у гонца — ракообразные (33,7 %).

Список компонентов питания бычков оказался относительно небольшим — 23 наименования у песочника, 24 у рыжика и 15 у гонца. Пищевая специализация у рыжика проявилась в предпочтительном поедании звонцов (Chironomidae — 60,4 %), у песочника — звонцов (37,4 %)